

Zusammenfassung

Nahrung und Habitat vom Dachs (Meles meles L.) am Monte Baldo, Norditalien

In einer Gebirgsregion Norditaliens wurden an Kotproben von Dachsen (*Meles meles*) Untersuchungen durchgeführt. Quantitative Analysen haben ergeben, daß im Jahresablauf Früchte zu allen Zeiten eine besonders große Rolle spielen, vor allem Oliven. Zusätzlich konnten Regenwürmer, Arthropoden, Gastropoden und verschiedene kleinere Vertebraten nachgewiesen werden. Ferner deutet die Verteilung der Gruppenkotplätze darauf hin, daß sich die Wohngebiete der Dachse von 80 m bis über 1000 m Höhe erstrecken. Diese große Ausdehnung mag an das zonale Vorkommen der Nahrung gebunden sein. Höher gelegene Gebirgsregionen werden nur im Sommer, die tiefer gelegenen Olivenhaine werden hingegen ständig aufgesucht.

References

- ANDERSEN, J. (1955): The food of the Danish badger (*Meles meles danica*) with special reference to the summer months. *Dan. Rev. Game Biol.* 3, 1-75.
- BRADBURY, K. (1974): The badgers' diet. In: *Badgers of Yorkshire and Humberside*. Ed. by R. J. PAGET and A. L. V. MIDDLETON. York: Ebor Press. 113-125.
- (1977): Identification of earthworms in mammalian scats. *J. Zool. Lond.* 183, 554-555.
- BROWN, C. A. J. (in press): Prey abundance of the European badger, *Meles meles* L., in North-East Scotland. *Mammalia*.
- KRUUK, H. (1978a): Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4, 75-89.
- (1978b): Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. *J. Zool. Lond.* 184, 1-19.
- KRUUK, H.; PARISH, T. (in press a): Feeding specialisation of the European badger *Meles meles* in Scotland. *J. Anim. Ecol.*
- (in press b): Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles* L. *J. Zool. Lond.*
- RAW, F. (1959): Estimating earthworm populations by using formalin. *Nature* 184, 1661-1662.
- SATCHELL J. E. (1967): Lumbricidae. In: *Soil biology*. Ed. by A. BURGESS and F. RAW. London and New York: Academic Press. 259-322.
- SKOOG, P. (1970): The food of the Swedish badger, *Meles meles* L. *Viltrevy* 7, 1-120.
- TURRI, E. (1971): Il Monte Baldo. Verona: Edizione Corev.
- WIERTZ J. (1976): De voedsel ecologie van de das (*Meles meles* L.) in Nederland. Rijks Instituut voor Natuurbeheer Report, 79/9, Leersum, The Netherlands.
- WOLFSBERGER, J. (1971): Die Macrolepidopteren-Fauna des Monte Baldo in Oberitalien. Museo Civico de Soria Naturale, Verona.

Authors' addresses: Dr. HANS KRUK, Institute of Terrestrial Ecology, Banchory, AB3 4BY, Scotland; Dr. LIL DE KOCK, Brenzone/Boccino (V.R.), I-37010

Die Bedeutung des Schnüffels für das Riechen des Hundes

Von W. NEUHAUS

Eingang des Ms. 3. 2. 1981

Abstract

The importance of sniffing for the olfaction of the dog

Sniffing of dogs consists of a series of six to twenty short puffs of inspiration followed by one expiration. During a single puff of inspiration no whirls are formed in the space between the Ethmoidalia because the Reynold's number for turbulent flow under the given conditions remains below the critical value.

Due to the considerable negative pressure behind of the Maxillo- and Nasoturbinale during the inspiration air is drawn from the spaces between the Ethmoidalia and from the Frontalsinus. This volumen is greater than the Interethmoidal space as can be demonstrated by calculation. At the end of the inspiration puff scented air flows back into these spaces, so that even the parts of the olfactory epithelium located in the frontal sinus and remote from the breathing flow is stimulated. During a single sniffing puff diffusion is of additional importance.

During normal breathing the pressure difference between inspiration and expiration in the rear space of the nose is too low to transport odour molecules to the remote part of the olfactory mucosa. However, molecules diffuse effective into the frontal sinus if high odour concentrations and a minimal inspiration time of 2 sec are maintained.

Das Schnüffeln ist bei den auf Nasenarbeit gezüchteten Hunderassen besonders auffällig, kommt aber ebenso bei anderen Hunden und Hundartigen sowie weiteren Säugetieren vor. Die Inspiration wird hierbei in eine Serie von kurzen Stößen zerlegt, die durch kurze Pausen mit angehaltenem Atem unterbrochen sind, worauf eine kontinuierliche Expiration folgt.

In der Literatur (NEGUS 1958 u. a.) wird dem Schnüffeln allgemein die Bedeutung zugesprochen, die Riechperzeption zu erleichtern und zu verbessern ohne klare, gesicherte Angaben über die Art und Weise, wie dies möglich ist. So wird z. B. von Luftwirbeln in den Ethmoidalräumen und der Akkumulation der Einzelreize im Sinne einer Verstärkung gesprochen.

Im folgenden soll die Effektivität des Schnüffeln für die Riechperzeption des Hundes quantitativ untersucht werden. Hierfür sind Hinweise auf die anatomischen Verhältnisse der Luftwege in der Hundennase Voraussetzung.

Anatomische Vorbemerkungen

Beim gesunden Hund ist der Nasenspiegel, jener haarlose Teil der äußeren Nase, meist feucht, obwohl hier keinerlei Drüsen entwickelt sind, die diese ständig verdampfende wässrige Flüssigkeit nachliefern könnten. Ein Mosaik von feinen Furchen macht die Oberfläche rau. Subepithelial dehnt sich ein reiches Nervengeflecht aus.

Die Nasenflügel können durch Muskeln bewegt werden, wodurch die Weite der

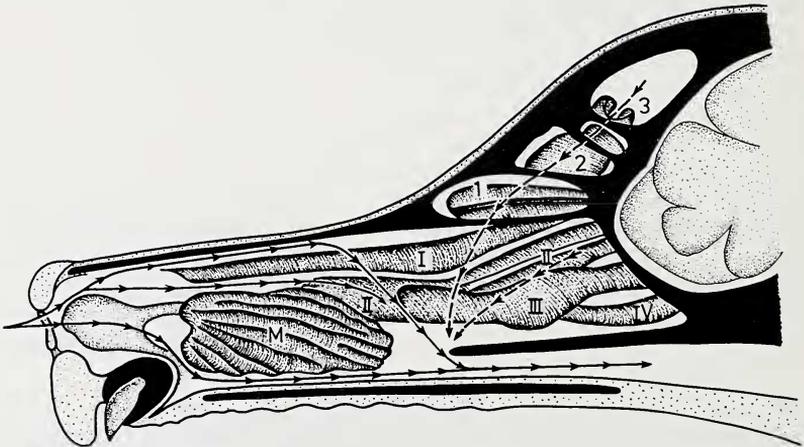


Abb. 1. Anatomie der Hundennase. 1, 2, 3 = Ectoturbinalia; I II III IV = Endoturbinalia; M = Maxilloturbinalia; \longrightarrow = Strom der Inspirationluft; \dashrightarrow = Luftstrom aus dem Frontalsinus und den Ethmoidalräumen; Druckausgleich

Nasenlöcher verändert werden kann. Beim aufmerksamen Riechen sind die Nasenlöcher eines Hundes weit. Jedes Nasenloch führt nach hinten in den Vorraum, das Vestibulum (Abb. 1). Der Bulbus der *Plica alaris*, einer vom Maxilloturbinale ausgehenden Falte, verengt den Raum. Beim Einatmen wird hierdurch der Luftstrom vom oberen Teil des Nasenloches medioventral abgelenkt. Das Vestibulum ist mit einfachem Epithel ausgekleidet, in das seröse Drüsen münden. Auch der *Ductus nasolacrimalis* und der Ausführungsgang der *Glandula nasalis lateralis* führen in das Vestibulum. Die wässrigen Sekrete geraten nach außen, wo sie durch die in den feinen Furchen wirkenden kapillaren Kräfte über den ganzen Nasenspiegel verteilt werden.

Hinter dem Vestibulum werden die Luftwege eng infolge der Ausbreitung des Maxilloturbinale und des Nasoturbinale. Die vielfach verzweigten Muscheln des Maxilloturbinale füllen den mittleren Nasenraum, die mit Flimmerepithel bedeckte pars respiratoria, fast ganz aus. Sie erstrecken sich längs, so daß zwischen ihnen enge Wege für die Atemluft bleiben. Die lange Falte des Nasoturbinale liegt dorsal unterhalb des Nasale und erstreckt sich längs von der *Lamina cribrosa* bis in den Vestibularraum.

Man unterscheidet vier Luftpassagen im respiratorischen Teil. Der enge *Meatus nasi dorsalis* liegt zwischen dem Nasoturbinale und dem Nasale. Lateral ist er durch die Leiste des Maxillare begrenzt, an welcher das Maxilloturbinale entspringt. Der *Meatus medialis* zwischen Nasoturbinale und Maxilloturbinale ist in der Mitte nur etwa 1 mm hoch, vorne jedoch weiter. Hinten teilt er sich im Bereich der Ethmoturbinalia in mehrere Abschnitte. Der *Meatus ventralis* zwischen Palatinum und Maxilloturbinale ist vorne eng, dehnt sich nach hinten aber auf etwa 1 cm Weite aus. Hier geht er in den *Ductus nasopharyngicus* über. Der *Meatus communis* verläuft als enge Spalte, die an das Septum nasi angrenzt und mit den drei anderen Gängen lateral verbunden ist.

Der hintere Nasenraum wird von den Muscheln der Ethmoturbinalia ausgefüllt, zwischen denen nur enge Spalträume von etwa 0.3–0.5 mm Höhe bleiben. Die Windungen der Muscheln sind so angeordnet, daß die Luftwege sich im wesentlichen längs erstrecken. In die Stirnhöhle reichen Abschnitte der Ectoturbinalia 1–3, die wie die anderen Muscheln Riechepithel besitzen. Die Windungen sind hier so angeordnet, daß ein freier Luftweg bis in den daran anschließenden Hauptteil der Stirnhöhle führt, der nicht durch Einlagerungen eingengt ist. Bei den meisten Hunden ist der paarige *Sinus frontalis* nicht durch eine Wand getrennt, sondern beide Teile stehen in weit offener Verbindung.

Während die Übersicht über die topographischen Verhältnisse in der Hauptsache aus

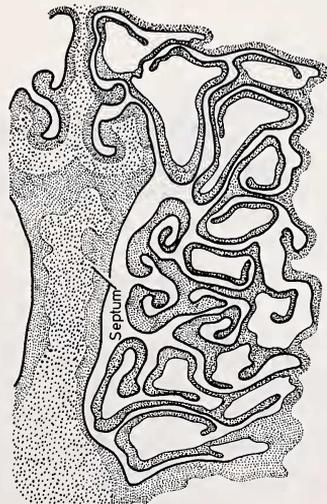


Abb. 2. Querschnitt durch die Regio olfactoria einer Hundennase. Riechepithel dick ausgezogen; 1–5 = Ectoturbinalia; I–IV = Endoturbinalia (nach A. MÜLLER 1955)

der Literatur entnommen werden konnte, waren die genauen Dimensionen viel schwieriger zu gewinnen. Aus Messungen am Präparat eines Hundekopfes und aus verschiedenen anatomischen Darstellungen (ELLENBERGER und BAUM 1943; M. E. MILLER 1964; A. MÜLLER 1955; V. NEGUS 1958, 1965) erhielt ich für ein Individuum von der Größe eines Deutschen Schäferhundes folgende Werte:

Der *Sinus frontalis* einer Kopfhälfte hat einen freien Luftraum von etwa 8 cm³ bei einer Länge von etwa 3,7 cm, einer Höhe von 2,0 cm und einer lateralen Tiefe von 2,2 cm. Das Volumen ergab sich am genauesten durch Ausfüllen des Raumes mit einer gemessenen Menge Wasser.

Die nach vorn anschließenden Ethmoidalräume sind so eng, daß sie allein mikroskopisch am Querschnitt und an Hand einer Abbildung der gleichen Region (A. MÜLLER 1955 Abb. 2), errechnet werden konnten. Ich erhielt eine Luftraumfläche von 0,123 cm². An einigen Stellen, tief im Innern der Muscheln, ist kein Riechepithel ausgebildet. Hier ist die Ableitung von Sekret vermutlich verzögert, so daß im Leben der Raum noch enger sein dürfte. Die Strecke bis zum Beginn des *Ductus nasopharyngicus* beträgt etwa 2,7–3 cm, woraus sich das Volumen dieses Teiles der Ethmoidalräume zu 0.33–0.37 cm³ ergibt.

Luftdruck und Luftbewegungen in der Hundenas

Der feuchte Nasenspiegel ist ein Hilfsorgan für das Wittern des Hundes. Mit hoher Nase richtet er hierbei den Kopf gegen den Wind, wobei er die Windrichtung mit Hilfe der Temperaturrezeptoren feststellt. Gegen den Wind ist der Kühleffekt durch Verdampfung der wässrigen Sekrete am größten. Steht er dabei in einer Duftfahne, dem Strom dufthaltiger Luft, der von einer Duftquelle, z. B. einem Stück Wild, ausgeht, so wird der Geruch optimal zur Nase geführt.

Bei einer gewöhnlichen Inspiration durch die Nase berührt der Atemstrom den größten Teil der Ethmoidalräume nicht, weil sie hinter dem Eingang in den *Ductus nasopharyngicus* liegen. Da sie sehr eng sind, können sich, entgegen einer wiederholt vertretenen Auffassung, keine Luftwirbel ausbilden, welche die Luft in den abseits liegenden Bezirken, z. B. in der Stirnhöhle, austauschen und dabei Duftmoleküle zu den dort liegenden Riechrezeptoren transportieren könnten. Das ergibt sich aus der Berechnung der Reynold'schen Kennzahl, die unter dem kritischen Wert 2000 für Strömungsturbulenz, d. h. Wirbelbildung, bleibt.

$$R = \frac{\rho \cdot v \cdot D}{\eta}$$

R: Reynold'sche Zahl

ρ : Dichte der Luft (100 % feucht, 35°C) = 1,146 · 10⁻³

v: Geschwindigkeit der Luft vor dem *Ductus nasopharyngicus* etwa 2,5 m/sec

D: Lineare Größe, z. B. 2 r für kreisförmige Querschnitte; Weite vor *Ductus pharyngicus* etwa 1 cm

η : Viskosität der Luft = 1,81 · 10⁻⁴

$$R = \frac{1,146 \cdot 10^{-3}}{1,81 \cdot 10^{-4}} 250 \cdot 1 = 1575 < 2000$$

Der Inspirationsstrom wird hinter dem Vestibulum in den engen Durchlässen im Gebiet von Maxillo- und Nasoturbinale gebremst, wodurch in den anschließenden Abschnitten der Nase ein Unterdruck entsteht, der nicht nur am Eingang des *Ductus nasopharyngicus* sondern auch in den Ethmoidalräumen und im Frontalsinus sich auswirkt. Bei ruhiger Atmung ist der Stau schwächer als bei Atemstößen, wie sie für das Schnüffeln charakteristisch sind. Bei dieser speziellen Nasenventilation wird nach Registrierungen von K.

ZUSCHNEID (1973) Luft in kurzen Stößen bis sechsmal in einer Sekunde eingeatmet. Eine Schnüffelperiode besteht aus etwa 6–20 Stößen, denen eine entsprechend intensive Expiration folgt. Der einzelne Schnüffelstoß dauert demnach mindestens 0,17 sec, wovon etwa 0,12 sec auf die Inspiration und 0,05–0,06 sec auf die Pause entfallen. In der Pause wird die Luft angehalten (Abb. 3). Das Ausmaß des entstehenden Unterdruckes und die dadurch hervorgerufenen Luftbewegungen können am schnüffelnden Hund nicht genau bestimmt werden. Sie lassen sich jedoch indirekt einigermaßen sicher durch Berechnung ermitteln.

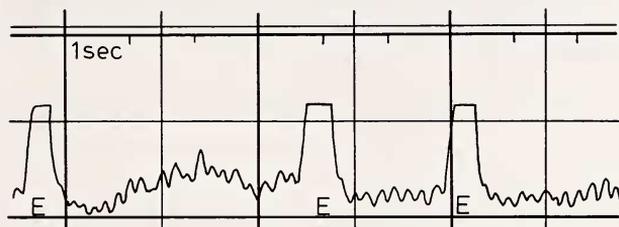


Abb. 3. Schnüffelserie eines Jagdhundes. Luftdruckänderungen im Vestibulum der Nase; E = Expiration (nach K. ZUSCHNEID 1973)

Beim Menschen maß ich beim kräftigen Einatmen durch die Nase in der Mundhöhle einen Unterdruck von etwa 23 Torr und bei einem Schnüffelstoß etwa 38 Torr. Im Hinblick auf die viel stärker ausgeprägte Staubbarriere kann man beim Hund den Unterdruck bei einem Schnüffelstoß auf mindestens 35–45 Torr schätzen. NEGUS (1965) fand bei gewöhnlicher Atmung den Unterdruck beim Hund etwa dreimal größer als beim Menschen.

Aus den Ethmoidalräumen und dem Frontalsinus wird durch den Unterdruck mit ziemlicher Geschwindigkeit Luft abgezogen. Dies ist nicht direkt bestimmbar. In einer Glaskapillare von 0,4 mm Innendurchmesser, entsprechend der Höhe der Ethmoidalräume, und einer Länge von 5 cm ergab sich bei einem Druck von 23 Torr eine Geschwindigkeit von 9,07 m/sec. Da die Ethmoidalräume bei einer Länge von etwa 3 cm bis zum Frontalsinus und einer Höhe von 0,03 cm viel breiter im Vergleich zur Kapillare sind, jedoch eine weniger glatte Oberfläche aus Mucus mit Flimmerepithel aufweisen, kann man die dort bei einem Druck von 38 Torr auftretende Geschwindigkeit auf mindestens 10 m/sec schätzen. Die Luft strömt aus dem Reservoir des Frontalsinus, der ja zunächst unter dem normalen Außendruck steht, zum Eingang des Ductus nasopharyngicus (Abb. 4).

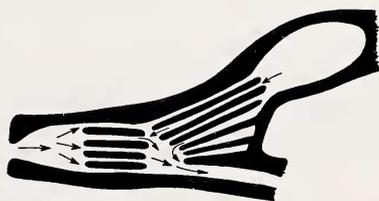


Abb. 4. Schema der Luftwege in der Hundennase.
—> = Luftströme bei Inspiration

Verlauf und Funktion des Schnüffels

Einen einzelnen Schnüffelstoß kann man in 4 Phasen aufteilen. In Phase 1 erzeugt die Erweiterung der Lunge durch die Atemmuskeln den erwähnten Unterdruck. Die zeitliche Entwicklung des Unterdruckes hängt allein von der Schnelligkeit der Atemmuskeln ab, da er sich praktisch ohne Verzögerung bis in die hintere Nase ausbreitet. Wirksame Staubbarrieren gibt es auf diesem Wege nicht. Beim Menschen ermittelte ich bei einem Schnüffelstoß das Maximum des Unterdruckes nach 0,025 sec (Abb. 5). Beim Hund darf man die gleiche oder sogar eine etwas kürzere Zeit annehmen, da bei ihm der Stau stärker und seine



Abb. 5. Schnüffelstoß eines Menschen. Luftdruckänderung in der Mundhöhle; Marey'sche Kapsel, Dehnungsmeßstreifen, Brücke, Schreiber (Oscilloscript)

physiologische Konstitution auf die spezielle Schnüffelatmung besonders eingestellt ist. Gleichzeitig mit dem Druckabfall wird aus den Ethmoidalräumen und dem Frontalsinus Luft abgezogen. Bei diesem Unterdruck von 38 Torr und der Luftgeschwindigkeit von 10 m/sec würden in 0,01 sec $1,2 \text{ cm}^3$ Luft aus diesem Gebiet abströmen. Dieses Volumen wird jedoch wegen des Druckausgleichs nicht erreicht, sondern nur $0,45 \text{ cm}^3$, wie folgende Rechnung zeigt.

Da die Temperatur als hinreichend konstant gelten kann, ist nach GAY-LUSSAC:

$$p_1 \cdot V_1 = p_2 \cdot V_2 \quad V_2 = V_1 \cdot \frac{p_1}{p_2}$$

$$p_1 = 760 \text{ Torr}$$

$$p_2 = 760 - 38 = 722 \text{ Torr}$$

$$V_1 = 8 + 0,35 = 8,35 \text{ cm}^3 \text{ (Frontalsinus + Ethmoidalräume)}$$

V_2 : Volumen nach Druckausgleich

V : Volumendifferenz

$$V_2 = 8,8 \text{ cm}^3 \quad V = 0,45 \text{ cm}^3$$

Da der Druck- und Volumenausgleich sich über die Zeitspanne der wachsenden Druckdifferenz hinzieht, ist er fast gleichzeitig mit dem Erreichen des Maximums beendet.

Demnach werden diejenigen Ethmoidalräume, die auf dem Wege zum Frontalsinus liegen, vor allem die in ihn hineinragenden Ectoturbinalia 1, 2 und 3, mit Luft aus diesem Hohlraum gefüllt. Mit Einschränkung trifft das auch auf die übrigen Ethmoidalräume zu, da sie ebenfalls mit diesen großen Luftpöhlern verbunden sind. Die abgezogenen $0,45 \text{ cm}^3$ Luft geraten in den Atemstrom und verschwinden aus der Nase.

Während Phase 1 wird selbstverständlich duftthaltige Luft in die im Atemstrom liegenden Nasenbezirke befördert. Die Diffusion von Duftmolekülen in die abseits des Stromes liegenden Ethmoidalräume ist gegen den schnellen Entleerungsstrom gerichtet und kann vernachlässigt werden (vergl. Phase 2).

Phase 2 beginnt, wenn aus den abseits gelegenen Nasenteilen keine Luft mehr wegströmt, nach etwa 0,025 sec. Sie ist gekennzeichnet durch die Fortdauer des Atemstromes und des Unterdruckes in den hinteren Nasenräumen.

Nunmehr können Duftmoleküle ungebremst durch einen Gegenstrom in die Ethmoidalräume diffundieren. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß wegen des schnellen Atemstromes ständig die abdiffundierten Moleküle nachgeliefert werden, d. h. die Duftkonzentration bleibt an den Eingängen zu den Ethmoidalräumen während Phase 2 konstant c_0 (Abb. 6). Für die Diffusion gilt dann folgende Formel

$$2 \text{ a. } \frac{c}{c_0} = 1 - \Phi(v);$$

$$\text{b. } \Phi(v) = \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \int_0^v c^{-v^2} dv;$$

$$\text{c. } v = \frac{x}{2\sqrt{D \cdot t}}$$

c : Konzentration an der Stelle x

D : Diffusionskoeffizient

t : Zeit in sec

x : Achse: Längsrichtung der Ethmoidalräume = Diffusionsstrecke

Die Größe D nimmt mit steigendem Molekulargewicht ab und wächst mit zunehmender Temperatur. Ihre Abhängigkeit vom Luftdruck kann hier vernachlässigt werden. Der Diffusionsraum für den die Formel 2) gilt, hat gleichbleibenden Querschnitt, was auf

kurzen Strecken für die Ethmoidalräume angenähert zutrifft. Trotz dieser Einschränkung gibt die Berechnung eindeutig und hinreichend genau Aufschluß über die Reichweite der Diffusion im vorliegenden Zusammenhang. Die Duftstoffkonzentration in der Außenluft c_A wird in den engen Wegen der *Regio respiratoria* durch Adsorption auf schätzungsweise $2/3$ reduziert, so daß sich ergibt: $c_0 = 2/3 c_A$.

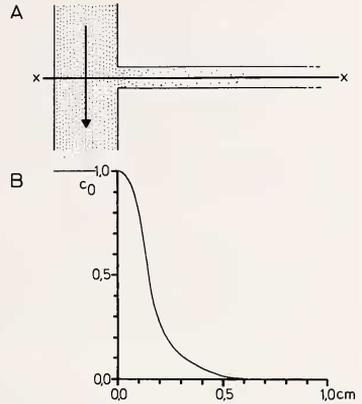


Abb. 6. Schema der Duftstoffdiffusion in der Hundenasen während Phase 2 eines Schnüffelstoßes. A = Luftstrom mit Duftmolekülen in der Hundenasen bei der Inspiration und Diffusion in den Ethmoidalraum; B = Konzentration der Duftmoleküle am Schnitt; $x - x$ nach 0,1 sec

Für den biologisch wichtigen Duftstoff Buttersäure (Molekulargewicht: 88,1, $D_{35} = 0,17$) erhält man für $x = 0,5$ cm und $t = 0,1$ sec folgende Ergebnisse:

Konzentrationsstufen (c_0 und c) für Geruchsreize (c_A) in den Luftwegen der Hundenasen beim Schnüffeln (Phase 2)

c_A Moleküle/cm ³ Luft	c_0 Moleküle/cm ³ Luft	c/c_0	c Moleküle/mm ³ Luft
$9 \cdot 10^3$ (abs. Schwelle)	$6 \cdot 10^3$	0,0104	0,06
$1,5 \cdot 10^5$	$1 \cdot 10^5$	0,0104	1,0
$1,5 \cdot 10^6$	$1 \cdot 10^6$	0,0104	10,4

In der Tabelle wird c für das kleine Volumen 1 mm³ angegeben, weil dies die Dimension der Höhe der Ethmoidalräume ist. Die Werte für c müssen noch um einige Prozent wegen Adsorption an den Wänden verkleinert werden.

Man sieht, daß erst überschwellige Reize in der kurzen Entfernung von 0,5 cm während Phase 2 eine Erregung von Sinneszellen bewirken können. Die volle Tiefe der Ethmoidalräume bleibt frei von Buttersäuremolekülen. Da die meisten Duftstoffe ein höheres Molekulargewicht und einen kleineren Diffusionskoeffizienten haben, kann das für Buttersäure berechnete Ergebnis verallgemeinert werden. Phase 2 dauert etwa 0,1 sec.

Zu Beginn der Phase 3 wird die Inspiration unterbrochen und es stellt sich in etwa derselben Zeit wie in Phase 1 der Unterdruck nunmehr wieder der Außenluftdruck ein. Dabei strömt duftthaltige Luft in die Ethmoidalräume bis zum Frontalsinus ein. Auch in die nicht auf dem Wege zum Frontalsinus gelegenen Bezirke der Endoturbinaria II, III und IV sowie des Ectoturbinaria 5 dringen so in Verbindung mit der Diffusion Duftmoleküle ein. Phase 3 dauert etwa 0,02 sec.

In einem Schnüffelstoß werden demnach alle Teile des Riechepithels von Duftmolekülen erreicht.

Während der Phase 4 von etwa 0,03 sec Dauer wird der Atem weiter angehalten. Die Duftmoleküle in den engen Ethmoidalräumen können vom *Mucus* adsorbiert werden und danach zu den Rezeptoren gelangen.

Die vier Phasen umfassen eine Zeitspanne von mindestens etwa 0,17 sec, Phase 2 und besonders 4 können auch ein wenig länger dauern.

Sechs bis zwanzig Schnüffelstöße reihen sich unmittelbar aneinander bis zur nächsten Expiration.

Da auch bei einem gewöhnlichen, ruhigen Atemzug Unterdruck während der Inspiration und Überdruck während der Expiration sich einstellt, kann gefragt werden, ob nicht auch dann in alle Teile des Riechepithels Duftmoleküle vordringen. Der Unterdruck erreicht nur 3–4 Torr und kann dementsprechend wenig Luft aus den Frontal- u. Ethmoidalräumen abziehen (ca. 0,04 cm³). Auch in Verbindung mit dem Überdruck von 3–4 Torr während der Expiration, bleibt die Luftbewegung weit zurück hinter einem Schnüffelstoß. Da die Inspiration mehrere Sekunden dauert, spielt jedoch die Diffusion eine größere Rolle als bei einem Schnüffelstoß. Für eine ruhige Inspiration von 2 sec Dauer errechnet sich bei dem Schwellenreiz von $9 \cdot 10^3$ Molekülen Buttersäure/cm³ Luft in allen Ethmoidalräumen in 1 cm Tiefe eine Konzentration von 1,4 Molekülen/mm³. Das kann als Grenze für die Effektivität eines solchen Reizes gelten.

Beträchtliche Teile des Riechepithels werden also bei einem Buttersäurereiz, der eben überschwellig ist, erregt, nicht jedoch die weiter abseits liegenden Abschnitte, besonders die in der Stirnhöhle.

Jedoch schon bei einem Reiz von $8 \cdot 10^8$ Molekülen Buttersäure/cm³ Luft, was der Schwelle für den Menschen nahekommt, und einer Inspiration von 3 sec wird in der Stirnhöhle eine Konzentration von 10⁸/cm³, bzw. 10/mm³ erreicht, die als effektiv anzusehen ist.

Diskussion

Bedeutet die Serie von Schnüffelstößen die Verstärkung eines Einzelreizes? Während der Phase 3 des ersten Schnüffelstoßes, werden Duftmoleküle in alle Ethmoidalräume eingeführt. Wegen der Enge werden sie dort sehr schnell im *Mucus* des Epithels adsorbiert und können dann die Sinnes Cilien der Rezeptoren erreichen. Da nach 0,15 sec die nächste Duftmolekülwolke ankommt, erscheint es möglich, daß diese Moleküle in den *Mucus* aufgenommen werden, bevor die vorher adsorbierten „verarbeitet“, d. h. an den Sinnes Cilien oder anderen Zellorganellen adsorbiert worden sind. Die dadurch entstandene höhere Duftmolekülkonzentration im *Mucus*, wäre eine Verstärkung des Reizes, denn von der Konzentration im *Mucus* hängt die Wahrscheinlichkeit, auf eine Sinnes Cilie zu treffen, ab. Da die Diffusion wegen der nur 30–40 µm dicken Mucusschicht sehr schnell abläuft (ca. 0,001 sec), ist die Hypothese abzulehnen.

Viel wahrscheinlicher trifft eine andere Hypothese zu. Beim Riechen spielt die Adaptation eine wichtige Rolle. Bei anhaltendem, oder kurz hintereinander wiederholtem Reiz, wird die Wahrnehmung schwächer und kann u. U. verschwinden, wie jedem Menschen von Gerüchen in geschlossenen Räumen, z. B. Speiselokal, geläufig ist. Auch für den Hund ist solche Adaptation festgestellt worden (NEUHAUS 1954). Bei schwachen Riechreizen ist sie besonders ausgeprägt. Nach einer Erholungszeit stellt sich die unverminderte Riechfähigkeit wieder ein. Beim Schnüffeln wird der Riechreiz in kurze Abschnitte zerlegt, die von kurzen Pausen unterbrochen sind (Phase 1 und mindestens ein Teil von Phase 2). Wegen der Kürze der Reize reichen vermutlich die kurzen Pausen aus, um Adaptation zu verhindern, zumal der Hund durch Ausdehnung von Phase 3 die Pausen günstig einrichten kann. Das Schnüffeln verläuft ja willkürlich bei hoher Aufmerksamkeit des Tieres. Auch die nach einer Schnüffelserie einsetzende starke Expiration ist eine Erholungspause.

Wenn es beim Schnüffeln nicht zu einer Akkumulation von Duftmolekülen in der Riechschleimhaut kommt, erhebt sich die Frage, weshalb der Hund Schnüffelserien benötigt, da ja schon ein Schnüffelstoß für die Perzeption ausreicht. Aus der alltäglichen Beobachtung von Hunden an Knotenpunkten für olfaktorische Nachrichten, wo sie oft

beharrlich schnüffeln, ergibt sich mit Sicherheit, daß nicht die Perzeption hierbei verbessert wird, sondern deren zentrale Verarbeitung zu einer wohl oft sehr komplexen Nachricht. Wir perzipieren beim Anschauen eines nicht allzu großen Gemäldes auch fast den ganzen Inhalt sofort, aber erst eine ruhige meditative Schau eröffnet uns das volle Verständnis.

Vorher wurde besprochen, daß beim Schnüffeln ebenso wie beim gewöhnlichen Atmen die Diffusion von Duftmolekülen in die abseits vom Atemstrom liegenden Bezirke des Riechfeldes eine Rolle spielt. Da die Duftstoffe dort in Abhängigkeit von ihrem Molekulargewicht verschieden schnell diffundieren, könnte auf diesem physikalischen Wege eine Information entstehen, die zur Unterscheidung verschiedener Duftstoffe beiträgt. Von ADRIAN (1951) wurde eine ähnliche Hypothese nach elektrophysiologischen Untersuchungen am Riechorgan des Igels geäußert. Eine Präzisierung der Hypothese gelingt an Hand morphologischer und physiologischer Gegebenheiten, würde aber zu weit in die Spekulation führen.

Abschließend kann als Ergebnis der Untersuchung zusammengefaßt werden, daß das Schnüffeln des Hundes mit der extensiven Entwicklung des Riechepithels und dem starken Luftstau im Gebiet des Maxilloturbinale eine funktionelle Einheit bildet. Erst hierdurch wird die volle Ausnutzung des weiten Riechfeldes der Nase gewährleistet.

Zusammenfassung

Das Schnüffeln der Hunde besteht aus einer Serie von 6–20 kurzen Inspirationsstößen, denen eine entsprechend starke Expiration folgt.

In den engen Ethmoidalräumen können sich bei einem Atemstoß keine Luftwirbel ausbreiten, denn die Reynold'sche Kennzahl bleibt bei den gegebenen Bedingungen (Raumweite, Luftgeschwindigkeit) unter dem kritischen Wert für Strömungsturbulenz.

Während des Inspirationsabschnittes eines Schnüffelstoßes wird infolge des beträchtlichen Unterdruckes hinter der Staubbarriere des Maxillo- und Nasoturbinale Luft aus den Ethmoidalräumen und dem Frontalsinus abgezogen, und zwar mehr als das Volumen der Ethmoidalräume, wie die Berechnung ergibt.

Beim Anhalten des Atems gegen Ende des Schnüffelstoßes strömt duftthaltige Luft in diese Räume zurück, wodurch auch die vom Atemstrom entferntesten, in der Stirnhöhle gelegenen Teile des Riechepithels erregt werden. Bei einem Schnüffelstoß spielt die Diffusion von Duftstoff zusätzlich eine Rolle.

Bei einem gewöhnlichen Atemzug ist der Druckunterschied zwischen Inspiration und Expiration im hinteren Nasenraum zu gering, um in die abseits gelegenen Riechfeldbezirke Duftmoleküle zu befördern. jedoch können bei hinreichend hoher Duftkonzentration und einer Inspiration von 2 sec Dauer Moleküle in effektiver Weise bis in die Stirnhöhle diffundieren.

Literatur

- ADRIAN, E. D. (1949): Sensory Integration. Liverpool.
 — (1951): Differential Sensitivity of olfactory Receptors. *J. of Physiol.* **115**, 42.
 ALLISON, A. C. (1952): The Morphology of the olfactory System in the Vertebrates. *Biological Reviews* **28**, 195–224.
 ELLENBERGER; BAUM (1943): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin: Springer.
 HENSEL, H.; ANDRES, K. H.; DÜRING M. v. (1974): Structure and Function of cold Receptors. *Pflügers Arch.* **352**, 1–10.
 KOLB, E. (1974): Lehrbuch der Physiologie der Haustiere, Teil II. Stuttgart: G. Springer.
 MÜLLER, A. (1954): Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. *Z. Zellforsch.* **41**, 335–350.
 MILLER, M. E. (1964): Anatomy of the Dog. Philadelphia-London: Saunders.
 NEGUS, V. (1958) The comparative Anatomy and Physiology of the Nose and paranasal Sinuses. Edinburgh and London: Livingstone.
 — (1965): The Biology of Respiration. Edinburgh and London: Livingstone.
 NETTER, H. (1959): Theoretische Biochemie. Berlin.
 NEUHAUS, W. (1953): Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. *Z. vergl. Physiol.* **35**, 527–552.
 — (1955): Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. *Z. vergl. Physiol.* **37**, 234–252.

RENWRANTZ, L. (1972): Freilandversuche mit Hunden zur Bestimmung der Riechschwelle für Buttersäure. *Z. Säugetierkunde* 38, 38–63.
 ZUSCHNEID, K. (1973): Die Riechleistung des Hundes. Diss. Freie Univ. Berlin.

Anschrift des Verfassers Prof. Dr. WALTER NEUHAUS, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

First observations on colony structure, behavior, and vocal repertoire of the South American Fur Seal (*Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru

By F. TRILLMICH and PATRICIA MAJLUF

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abteilung Wickler, Seewiesen and Departamento de Biología, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima

Receipt of Ms. 2. 12. 1980

Abstract

Studied were habitat, behavior and vocalization of *Arctocephalus australis* based on a short visit to Punta San Juan, Peru. The reproductive season reaches its peak in November/December. Thermoregulatory movements had a pronounced effect on colony structure. Density varied between 0.5 and 1.5 animals/m². Territory size averaged about 50 m². It appears to be the rule that females nurse yearlings, leading in some cases to competition between yearling and its newborn sibling. Sonograms show the vocalizations of this species to be similar to those of other *Arctocephalus* species, except *A. pusillus*. This corroborates the previously suggested intermediate position of *A. pusillus* between fur seals and sea lions.

Introduction

The South American Fur Seal is the least known of all *Arctocephalus* fur seals. As it is presumably the most primitive *Arctocephalus* species (REPENNING et al. 1971) its behavior and vocalizations are of considerable interest for the interpretation of the behavior of other species. We concentrated on the collection of basic data on colony structure and behavior of males, females and young, as well as on tape-recording their major calls when we obtained a permit to visit the largest colony of this species in Peru. Although our visit was very short and consequently our results are preliminary we feel it worth communicating them as so very little has been published on this species previously (VAZ-FERREIRA 1956; VAZ-FERREIRA and PALERM 1961; PIAZZA 1969; STIRLING and WARNEKE 1971).

Methods

We made a short stop in the evening of the 28th Nov. in Paracas, Punta Arquillo (13°55'S, 76°21'W), and stayed for the 30th Nov., 1st and the morning of the 2nd Dec. in Punta San Juan (15°22'S, 75°11.5'W). Total observation time at Punta San Juan was 34 hours; all observations described were made there unless otherwise stated. Photographs of parts of the colony were used to estimate animal density. Calls were recorded using an UHER 4200 portable tape recorder and a directional microphone (Sennheiser MKH 415 T) and sonographed on a Kay Electrics Sonograph using the wideband filter setting.